



Prospects of the use of wild relatives for pea (*Pisum sativum* L.) breeding

O.E. Kosterin^{1,2}¹ Institute of Cytology and Genetics SB RAS, Novosibirsk, Russia² Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

The current global climate change results in shift and shrinkage of ranges of crop cultivation. The potential of crop wild relatives as an important source of genetic diversity for breeding is underestimated. Wild relatives of pea include the species *P. fulvum* and the subspecies *P. sativum* subsp. *elatius*, whereas wild representatives of *P. abyssinicum* are unknown. Wild peas are characterized by spontaneous dehiscence of pods and ballistic seed spread. The cultivated pea represents just a phyletic lineage within *P. sativum*. Pea crop wild relatives are promising with respect to: (1) resistance to pests and pathogens; (2) resistance to abiotic stress; (3) nutritional value; (4) agrotechnical advantages, e.g. branching, ability of hibernation etc.; (5) symbiotic nitrogen fixation (almost no data); etc. *P. fulvum* is resistant to pea weevil, rust, powdery mildew and ascochyta blight. Some *P. sativum* subsp. *elatius* are resistant to nematodes, broomrape, powdery mildew, Fusarium wilt, powdery mildew, root rot, ascochyta blight and white wilt. *P. sativum* subsp. *elatius* responds to weevil oviposition by neoplastic pustules of the pod wall controlled by the locus *Np*. *Pisum abyssinicum* shows resistance to nematodes and bacterial blight. *P. fulvum* has a high rate of root growth. Some *P. sativum* subsp. *elatius* accessions have lowered transpiration rates, and an accession from Italy survives at -20°C. Analyses of quantitative trait loci have been carried out for resistance of *P. fulvum* to pea weevil, powdery mildew and rust and for resistance of *P. sativum* subsp. *elatius* to broomrape, bacterial blight and ascochyta blight. Aryamanesh et al. (2012) obtained five introgression lines with pea weevil resistance transferred from *P. fulvum* to *P. sativum*. The practical use of wild peas is hampered by insufficient awareness of their diversity and differences from cultivated peas. Studies of useful traits of wild peas and their natural diversity, which is rapidly vanishing, should be intensified.

Key words: *Pisum sativum*; *Pisum sativum* subsp. *elatius*; *Pisum fulvum*; *Pisum abyssinicum*; pea; crop wild relatives; resistance to pathogens; resistance to pests; QTL analysis; breeding; prebreeding; genetic diversity.

HOW TO CITE THIS ARTICLE?

Kosterin O. E. Prospects of the use of wild relatives for pea (*Pisum sativum* L.) breeding. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2015;19(2):154–164. DOI 10.18699/VJ15.019

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ?

Костерин О.Э. Перспективы использования диких сородичей в селекции гороха (*Pisum sativum* L.). Вавиловский журнал генетики и селекции. 2015;19(2):154–164. DOI 10.18699/VJ15.019

DOI 10.18699/VJ15.019

УДК 581.2+581.5+633.35+632

Received 13.02.2015.

Accepted for publication 27.03.2015.

© АВТОР, 2015

Перспективы использования диких сородичей в селекции гороха (*Pisum sativum* L.)

О.Э. Костерин^{1,2}¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук», Новосибирск, Россия² Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Новосибирский национальный исследовательский государственный университет», Новосибирск, Россия

Потенциал дикорастущих сородичей как важного источника генетического разнообразия для селекции далеко не исчерпан. У гороха они представлены видом *Pisum fulvum* и подвидом *P. sativum* subsp. *elatius*. Дикорастущие представители подвида *P. abyssinicum* не известны. Дикие формы гороха характеризуются раскрываемостью (растрескиванием) зрелых бобов и баллистическим рассеиванием семян. Культурный горох представляет небольшую филетическую ветвь даже внутри *P. sativum*. Перспективные направления использования диких форм гороха: 1) устойчивость к вредителям и патогенам; 2) устойчивость к абиотическому стрессу; 3) питательная и кормовая ценность; 4) агротехнические преимущества (ветвистость, зимостойкость и пр.); 5) симбиотическая азотфиксация. *P. fulvum* устойчив к гороховой зерновке, ржавчине, мучнистой росе и аскохитозу. Некоторые *P. sativum* subsp. *elatius* устойчивы к нематоде, заразихе, мучнистой росе, фузариозам, аскохитозу и белой гнили. *Pisum sativum* subsp. *elatius* реагируют на яйцекладку зерновки разрастаниями стенки боба, контролируемыми геном *Np*. *Pisum abyssinicum* устойчив к нематоде и стеблевой гнили. У *P. fulvum* высокая скорость роста корней, у некоторых *P. sativum* subsp. *elatius* снижена испаряемость влаги, а образец JI2055 из Италии выживает при -20 °C. QTL-анализ проведен для признаков устойчивости *P. fulvum* к зерновке, мучнистой росе и ржавчине и для устойчивости *P. sativum* subsp. *elatius* к заразихе, стеблевой гнили, аскохитозу. Получены интрагрессивные линии, перенесшие устойчивость к зерновке от *P. fulvum* к *P. sativum*. Практическому использованию диких форм гороха препятствует недостаточная информированность об их разнообразии и отличиях от культурных. Необходимо интенсифицировать исследования полезных свойств диких сородичей гороха и выявление их природного разнообразия, которое стремительно исчезает.

Ключевые слова: *Pisum sativum*; *Pisum sativum* subsp. *elatius*; *Pisum fulvum*; *Pisum abyssinicum*; горох; дикие сородичи; устойчивость к патогенам; устойчивость к вредителям; QTL-анализ; селекция; генетическое разнообразие.

Сельскохозяйственное производство невозможно без селекции. Даже архаичное производящее хозяйство предполагало бессознательный отбор в пользу так называемого доместикационного синдрома (Hammer, 1984; Weeden, 2007). Это автоматически означает отбор на семенную продуктивность, так как она повышает вероятность попадания потомков в следующее поколение. Современное сельское хозяйство основывается на целенаправленной селекции, использующей арсенал методов от традиционных до генно-инженерных. В настоящее время перед селекцией возникли новые задачи, такие как увеличение продуктивности на единицу посевной площади, в связи со стремительно растущим населением Земли, а также адаптация культур к меняющемуся климату.

Продолжающееся сейчас глобальное потепление (в чем бы ни состояли его причины) изменяет условия произрастания сельскохозяйственных культур даже в кратковременном масштабе (десятки лет). Показано, что потепление, наблюдавшееся с 1981 по 2002 гг. по всему земному шару, привело к потерям урожая основных культур – около 40 млн т (5 млрд долларов) (Lobell, Field, 2007).

Немногое известно о реакции на потепление у гороха. Температуры выше +27°C снижают урожай, а выше +30°C нарушают прорастание семян. Повышенное содержание CO₂ в атмосфере смягчает негативный эффект высокой температуры на тurgor гороха, но может снизить устойчивость фотосинтеза к резким потеплениям. Современные «полубезлистные» (безлистовые, гомозиготные по мутации *af*) сорта гороха более устойчивы к засухе (Coyne et al., 2011; Redden et al., 2011). Эти немногие исследования проводились на современных сортах, тогда как реакция стародавних сортов, особенно происходящих из теплых регионов, и диких форм не изучалась. В долговременном масштабе потепление смешает области, благоприятные для возделывания определенных культур, к северу (Hatfield, 2011), при этом климатические аппроксимации показывают, что для большинства культур эти площади сократятся (Ramirez-Villegas et al., 2013).

Любая селекция основана на таком важнейшем факторе, как ресурс исходного генетического разнообразия. Между тем для большинства культур генетическое разнообразие, доступное для традиционной селекции, как бы велико оно не было, оказывается лишь малой частью потенциально возможного для данного вида растений. Доместикация большинства культурных растений происходила в ограниченном районе (реже в нескольких), откуда практика возделывания данной культуры распространялась вместе с генетическим пулом, который был вовлечен в доместикационное событие. В последнее время данная точка зрения оспаривается сторонниками так называемой продолженной модели доместикации (*protracted mode of domestication*) (Tanno, Wilcox, 2006; Weiss et al., 2006; Fuller, 2007; Allaby et al., 2008; Brown et al., 2009; Glémin, Battailon, 2009; Fuller et al., 2011, 2012; Asouti, Fuller, 2012). Эти авторы предполагают, что доместикация культур близкневосточного происхождения протекала по всей территории так называемого Плодородного полумесяца, включающего возвышенности Палестины и Ливана, Тавр, Антиавр, Загроса и бассейны Иордана, Оронта и истоков Тигра и Евфрата, т. е. на территории около 750 × 1 500 км,

и была постепенным процессом, продолжавшимся около 3 тыс. лет. Сторонники более традиционной, но несколько утрированной, точки зрения «первоначального ядра» (core area), полагают, что доместикация исходного набора близкневосточных культур протекала в течение всего лишь сотен лет и имела место на территории не более 150 × 250 км, расположенной в двух вилайетах Турции, Мардин и Диyarbakır, т. е. в турецком Курдистане (Lev-Yadun et al., 2000; Gopher et al., 2001; Abbo et al., 2010a; 2011a, 2012, 2013), где и в настоящее время распространены растительные сообщества, включающие нескольких предков первоначальных культур, совместно наблюдаемых на площадках размером до одного квадратного метра (Abbo et al., 2013). Жаркая дискуссия между этими двумя «партиями» продолжается на страницах самых престижных журналов до сих пор. Целесообразно взглянуть, как обстоят дела с культурой, которой посвящена наша работа – горохом.

Природное генетическое разнообразие не только рода Горох (*Pisum L.*), но и непосредственно вида Горох посевной (*Pisum sativum L.*), дикие представители которого широко распространены в Средиземноморье и Передней Азии, осталось за рамками как исследований, проводившихся в первой половине XX столетия, так и селекционной работы с горохом, почти до конца XX в. Скрытое природное генетическое разнообразие гороха стало выявляться при попытках реконструкции филогении рода молекулярными методами с привлечением диких форм. Надо сказать, что их общее количество было довольно невелико. Тем не менее данные, полученные на основании самых разных молекулярных маркеров (Hoey et al., 1996; Lu et al., 1996; Ellis et al., 1998), в частности полиформизма по инсерциям ретротранспозонов (Vershinin et al., 2003; Jing et al., 2010) и первичной структуры кодирующей части ряда структурных генов (Jing et al., 2007; Zaytseva et al., 2012, 2015), однозначно показали, что культивируемый посевной горох представляет лишь одну из множества филетических ветвей гороха, тогда как большинство прочих ветвей было представлено в анализах небольшим числом образцов и к тому же никогда не вовлекалось в селекционный процесс. (Иключение составляет *Pisum abyssinicum*, для которого все реконструкции указывают на доместикацию, независимую от *P. sativum* subsp. *sativum*.) Специальное исследование 121 маркера, включая изозимы и ДНК-маркеры, относящиеся к классам RAPD, SSR и STS-маркеров, выявило очень небольшое генетическое разнообразие европейских сортов в сравнении с широким разнообразием, присущим виду в целом (Baranger et al., 2004). В этой работе был, в частности, предложен «ключевой» набор (core collection) из 43 образцов, обладающих в сумме 237 (96 %) аллелями из 245 выявленных у всех 148 исследованных образцов. В дальнейшем узкое генетическое разнообразие современного культурного гороха неоднократно констатировалось и другими авторами (Smýkal et al., 2010, 2012).

Весьма симптоматичен тот факт, что максимальное генетическое разнообразие культурного гороха было выявлено Л.И. Говоровым (1928) в Афганистане. В связи с господствовавшей в то время точкой зрения Н.И. Вавилова, согласно которой центры генетического разнообразия совпадают с центрами доместикации (Вавилов, 1926,

1927, 1929), Говоров предположил, что Афганистан и есть тот регион, где горох был введен в культуру. Между тем в Афганистане никем никогда не был обнаружен дикий горох. Более того, горох принадлежит к средиземноморскому флористическому комплексу. Восточная граница естественного ареала рода *Pisum*, по всей видимости, совпадает с границей Хорасанской подпровинции Ирано-Анатолийской, или Армено-Иранской флористической провинции и Туркестанской флористической провинции (Zohary, 1973; Тахтаджян, 1978). Эта граница имеет почти меридиональное направление и проходит по Систан-Герирудской депрессии между горами Копет-Дага и Хорасана с одной стороны и Кугитангтау (системы Памиро-Алая), Паропамизом и Среднеафганскими горами (иногда их относят к Иранскому нагорью, хотя в действительности они являются западными отрогами Гиндукуша) – с другой, т. е. хорошо совпадает с восточной границей Ирана. Между тем древнейшие археологические находки гороха находятся в пределах Леванта (Fuller et al., 2011, 2012). Таким образом, Афганистан никоим образом не является центром доместикации гороха. Точка зрения Н.И. Вавилова о совпадении центров разнообразия и доместикации, критиковавшаяся еще при его жизни (Шлыков, 1936, 1937) также в настоящее время в целом отвергнута (Harlan, 1992; Гончаров, 2014) и соответствует действительности лишь в тех случаях, когда доместикация случайно имела место в центре генетического разнообразия вида в природе, как у мягкой пшеницы и ржи (Жуковский, 1971; Гончаров и др., 2007). Возможно, Афганистан, находившийся на пересечении многих культурно-исторических и миграционных волн, аккумулировал разнообразие гороха, возникшее уже в культуре, т. е. в течение последних 10–12 тыс. лет. Вклад автохтонных диких форм в генофонд некоторых из традиционных афганских форм культивируемого гороха теоретически нельзя исключить, но он требует генетического подтверждения, притом что присутствие самих таких форм в регионе неизвестно. Так или иначе, генетическое разнообразие дикого гороха в Передней Азии значительно превосходит разнообразие культурного гороха в Афганистане, хотя оно привлекло к себе недостаточно внимания и остается малоизвестным.

Дикие формы в последней системе рода *Pisum* L.

Во избежание разнобоя и недопонимания мы будем следовать последней опубликованной системе рода, по Н. Макстеду и М. Амброузу (Maxted, Ambrose, 2001), даже если авторы цитируемых источников придерживались иных таксономических трактовок. К сожалению, авторы обзоров и экспериментальных работ, вовлекающих разнородный материал, как правило, избирают иную стратегию и некритично воспроизводят таксономические концепции своих источников, тем самым поддерживая и углубляя существующую таксономическую путаницу.

Система Макстеда и Амброузу (Maxted, Ambrose, 2001) очень проста, что является наилучшим решением ввиду очень сложной структуры обширной и недостаточно изученной изменчивости в пределах рода *Pisum*, с трудом вписывающейся в традиционную биологическую классификацию с иерархической системой таксонов. В целом

она следует трактовкам, предложенным ранее Таунсендом (Townsend, 1968) и Дэвисом (Davis, 1970). В этой системе принимаются три вида:

1. Горох красно-желтый (*Pisum fulvum* Sibth et Smith.) – хорошо морфологически очерченный и признаваемый всеми исследователями дикорастущий вид, распространенный в Леванте и, по-видимому, заходящий в Малую Азию и Аравию (Говоров, 1937; Макашева, 1979).

2. Горох посевной (*Pisum sativum* L.), отличающийся большим морфологическим и генетическим разнообразием. Встречается в диком состоянии на огромной территории Средиземноморья и Передней Азии, в культуре распространен по всему миру. В системе Макстеда и Амброузу принято условное деление посевного гороха на два подвида, дикий и культурный: культурные формы относятся к подвиду *P. sativum* L. subsp. *sativum*, а все дикие формы объединены в подвид *P. sativum* L. subsp. *elatius* (Bieb.) Asch. & Graebn. sensu lato (вопрос об авторстве таксона в подвидовом ранге дискуссионен (см. Макашева, 1979; Kosterin, Bogdanova, 2008). Низкорослые дикие формы, ранее рассматривавшиеся как вид *P. humile* Boiss et Noë (название является младшим омонимом *P. humile* Miller) или подвид *P. sativum* L. subsp. *syriacum* (Boiss et Noë) Berger в системе Макстеда и Амброузу, принимаются в качестве вариации *P. sativum* L. subsp. *elatius* var. *pumilio* (Boiss et Noë) Meikle вслед за Davis (1969). Данное подвидовое деление с доместицированностью в качестве единственного диагностического признака не учитывает существования среди диких представителей многих филогенетических линий (Kosterin, Bogdanova, 2008; Zaytseva et al., 2012), тем не менее оно является удобным практическим компромиссом, оставляя в стороне сложную проблему построения филогенетически оправданной классификации вида (Kosterin, Bogdanova, 2008).

3. Горох абиссинский (*Pisum abyssinicum* A. Br.) (по другим классификациям – подвид посевного гороха *P. sativum* subsp. *abyssinicum* (A. Br.) Berger), – генетически весьма однородный таксон, эндемичный для Эфиопии и Йемена, морфологически сходный с *P. sativum* и, по сути, являющийся его обособившейся эволюционной линией. (Признание видового статуса *P. abyssinicum* делает вид *P. sativum* парафилетичным, что не соответствует принципам строгого филогенетической классификации – кладистики.) Этот таксон известен в культуре, а указания на его существование в диком состоянии в старой литературе (Говоров, 1937; Макашева, 1979) вызывают сомнения, по-видимому, являясь недостаточно обоснованными экстраполяциями. В данной статье этот вид упоминается в виде исключения, как независимо одомашненная эндемичная форма гороха, к настоящему времени исчезнувшая из дикой природной среды.

Критерий «дикости»

Вопреки довольно распространенному мнению, практически любая форма гороха может быть однозначно классифицирована как дикая либо культурная по ключевому признаку – «спонтанная раскрываемость бобов» (Waines, 1975; Ladizinsky, 1979; Weeden, 2007; Ambrose, Ellis, 2008; Kosterin et al., 2010). Обычно применявшийся в русскоязычной литературе термин «растрескиваемость»

недостаточно адекватно описывает явление, так как никаких «трещин» не образуется. При созревании и высыхании створки бобов диких форм внезапно спонтанно раскрываются по верхнему шву и стремительно спирально закручиваются вдоль своей оси, придавая раскрытым бобам характерный V-образный облик (рисунок). Зрелые семена выстреливаются на значительное расстояние – вплоть до 360 см (Ambrose, Ellis, 2008). Бобы культурных форм либо не раскрываются вовсе, либо раскрываются спустя значительное время при высоких температурах, при этом их створки слабо или почти не сворачиваются и семена не выстреливаются.

Раскрываемость бобов определяется (полу)доминантным аллелем гена *Dpo* (*Dehiscing pod*) (Marx, 1971). Были сообщения также о дополнительном локусе *Dpo2* (Weeden et al., 2002; Ambrose, Ellis, 2008). Хотя по склонности к раскрываемости бобов имеется изменчивость (Ambrose, Ellis, 2008), никаких сомнений по классификации бобов (как раскрывающихся или нераскрывающихся) не возникает. В наших исследованиях по генетике гороха, проводившихся с середины 80-х годов прошлого века по настоящее время, мы не сталкивались с промежуточным состоянием признака. В частности, в условиях теплицы ИЦИГ СО РАН гибриды первого поколения между диким и культурным горохом всегда имеют раскрывающиеся бобы, т. е. аллели соответствующих генов проявляют доминантность. Два образца *P. sativum* subsp. *elatius* с нераскрывающимися бобами, Л199 и Л2201 (= VIR1947) из Израиля и Краснодарского края, о которых сообщается в работе Ambrose и Ellis (2008), в связи с этим свойством не следует относить к данному таксону (Kosterin et al., 2010).

Раскрываемость бобов имеет решающее значение, так как она связана с противоположными стратегиями размножения диких и культурных форм: первые сталкиваются с проблемой расселения в природе и в данном случае решают ее баллистически, путем выстреливания семян, вторые «ожидают жнеца» (Waines, 1975; Ladizinsky, 1979; Weeden, 2007). Таким образом, растения с нераскры-



Wild pea *Pisum sativum* subsp. *elatius*: dry pods with open valves. Hillsides on the left bank of the Angueira valley, 1.4 km northeast of Uva Vimioso, Bragança District, Trás-os-Montes e Alto Douro Province, Portugal. July 8, 2010, author photo

вающимися бобами не могут распространяться в природе, а с раскрывающимися невозможно эффективно культивировать. В данной ситуации действует дезертирующий отбор, направленный на сохранение диких форм дикими, а культурных – культурными (Glémén, Battailon, 2012). Тем самым даже потомки от спонтанных скрещиваний между культурными и дикими формами (возможность которых не исключается) сразу существуют либо как дикие, либо как культурные растения, в зависимости от генотипа по *Dpo*, и пополняют собой соответствующие генофонды.

Потенциально хозяйственно ценные свойства диких форм гороха

Генетическое разнообразие диких форм гороха перспективно для селекции прежде всего по следующим направлениям:

- 1) устойчивость к вредителям и широкому спектру патогенов (подробно рассмотрено ниже);

2) устойчивость к абиотическому стрессу, прежде всего к экстремальным температурам (Ali et al., 1994; Coyne et al., 2011);

3) питательная и кормовая ценность (North et al., 1989; Domoney et al., 1991; Bastianelli et al., 1998; Heng et al., 2006);

4) агротехнические преимущества, такие как ветвистость (Murfet, Reid, 1993), возможность зимовки;

5) особенности симбиотической азотфиксации.

Объем данных, имеющийся по каждому из этих пунктов, убывает в порядке их приведения. Лучше всего изучен вопрос устойчивости.

Известно, что *P. fulvum* устойчив к гороховой зерновке (*Bruchus pisorum* L.) (Clement et al., 2002, 2009; Butn et al., 2008; Aryamanesh et al., 2012, 2014), ржавчине (Barilli et al., 2009, 2010), мучнистой росе (полная устойчивость) (Fondevilla et al., 2007b) и аскохитозу (Wroth, 1998; Fondevilla et al., 2005; Carrillo et al., 2013). Стенки бобов *P. sativum* subsp. *elatius* s.l., как и большинства местных форм культурного гороха, происходящих с Балкан и Передней Азии, реагируют на яйцекладку гороховой зерновки путем каллусообразного разрастания эпидермиса, иногда способного сбросить яйцо жука (Berdnikov et al., 1992). Впервые такая реакция была описана у культурного гороха Вилковой с соавт. (1977)). Небезынтересно, что это явление вообще не свойственно *P. fulvum*, устойчивость которого к зерновке достигается иными способами (Berdnikov et al., 1992).

Некоторые из диких форм посевного гороха (*P. sativum* subsp. *elatius*) показали устойчивость к нематоде *Heterodera goettingiana* Liebscher (Vito, Perrino, 1978), заразихе *Orobanche crenata* Forsk. (Valderrama et al., 2004), мучнистой росе (Fondevilla et al., 2007a, 2008, 2011), фузариозам (McPhee et al., 1999; Hance et al., 2004), аскохитозу (Fondevilla et al., 2005; Carrillo et al., 2014) и белой гнили, вызываемой *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) de Bary (Porter et al., 2009). Абиссинский горох продемонстрировал устойчивость к нематоде *H. goettingiana* (Vito, Perrino, 1978) и стеблевой гнили, вызываемой *Pseudomonas syringae* (Holloway et al., 2007).

Дикие формы также рассматриваются как перспективные генетические ресурсы для преодоления различных вариантов абиотического стресса: у *P. fulvum* наблюдается высокая скорость роста корней и на большую глубину, у некоторых *P. sativum* subsp. *elatius* снижена испаряемость влаги, а относящийся к этому таксону образец JI2055 из Италии выживает при температурах до -20°C (Ali et al., 1994).

Казалось бы, дикие формы гороха должны быть перспективны в плане исходного генетического разнообразия для селекции в направлении интенсивности симбиотической азотфиксации. Этот вопрос был исследован Т.А. Ли с соавт. (Lie, 1978, 1981, 1984; Lie et al., 1987). Их результаты свидетельствуют о том, что селекция по этому признаку с использованием данных форм осложнилась бы проблемой совместимости растения и бактериального симбионта и если и возможна, то требует нетривиального подхода. Авторы выявили существенную коэволюцию форм гороха и штаммов *Rhisobium ligumenosarum*, приводящую к когерентной региональной дивергенции тех и других.

Так, симбиоз с *Pisum fulvum* могли образовывать лишь штаммы ризобия из почв Израиля, примитивная культурная линия гороха из Афганистана только со штаммами из почв Передней и Средней Азии, а в южной Турции была найдена линия гороха, неспособная к симбиозу со штаммами, имеющимися в почвах из других районов страны (Lie, 1981; Lie et al., 1987). В целом штаммы из почв Афганистана, Турции и Израиля обладают широкой специфичностью и индуцируют нодуляцию у большинства форм посевного гороха, тогда как европейские штаммы оказываются совместимыми с европейскими и лишь с частью азиатских культурных форм (Young, Matthews, 1982; Young et al., 1982). Это и неудивительно, так как Передняя Азия – родина культурного гороха. Не исключено, что европейский штамм изначально предсуществовал в природе как симбионт местных диких видов бобовых (каковым он действительно является), а при проникновении в Европу культуры гороха отобралась совместимые с ним формы (Young, Matthews, 1982). Таким образом, если среди диких форм гороха найдутся образцы с повышенной азотфиксацией (чего пока не произошло), селекция с их использованием может потребовать одновременного вовлечения полезных генов как растения, так и бактериального симбионта, включая районирование сортов только в областях распространения соответствующих им штаммов ризобия либо проведение агротехнических мероприятий по инокуляции почв этими штаммами (Борисов и др., 2011).

Генетический анализ хозяйствственно ценных свойств диких форм гороха

На пути к использованию генетического разнообразия диких форм гороха в селекции в последнее время достигнуты некоторые, пока довольно скромные, успехи. Речь идет о создании исходного материала, перспективного для селекции (чему в англоязычной литературе соответствует термин «pre-breeding», иногда употребляется его русский перевод: «предселекция»). Первым этапом является генетический анализ наследования хозяйствственно ценных признаков.

P. fulvum известен устойчивостью к гороховой зерновке, связанной со смертностью личинок сразу после выплода на поверхности бобов, в стенках бобов и семенах (Clement et al., 2009). Коллектив австралийских ученых провел генетический анализ компонент устойчивости гороха к зерновке, связанный с устойчивостью развивающихся семян (а не стенок бобов), в трех поколениях популяции гибридов *P. fulvum* с посевным горохом и сделал вывод о том, что она контролируется тригенно (соотношение фенотипов 1:63) одновременным присутствием в трех разных локусах рецессивных аллелей от *P. fulvum* в гомозиготе (Butn et al., 2008). Такая модель наследования предполагала, что устойчивость семян к зерновке может быть перенесена в посевной горох путем беккроссов, но с большим трудом и с использованием многочисленных популяций гибридов. В то же время коллектив американских исследователей (Clement et al., 2009) обнаружил существенную устойчивость к зерновке в не слишком многочисленных популяциях второго и третьего поколений гибридов посевного гороха и *P. fulvum*, причем она

определялась свойствами не только семян, но и бобов, в частности, влияющими на поведение выведенных из яиц личинок (немедленное углубление в толщу стенки боба либо ползание по поверхности).

В дальнейшем австралийская группа применила к популяции гибридов второго поколения QTL-анализ – процедуру, направленную на выявление локусов с количественным эффектом (QTL) на основе скрещивания этого эффекта с определенными районами генетической карты, – и обнаружила гораздо более сложную картину наследования (Aryamanesh et al., 2014). Три главных и пять второстепенных QTL были ответственны за 95 % изменчивости по устойчивости за счет гибели личинок в семядолях, три главных (из них два скрепленных) и два второстепенных QTL в сумме отвечали за 70 % изменчивости по устойчивости за счет неспособности личинок проникнуть в семена через их оболочку и всего один QTL объяснял 8,8 % изменчивости по устойчивости за счет неспособности личинок проникнуть внутрь боба. Таким образом, подтвердились полученные ранее данные (Bygne et al., 2008) о наследуемости устойчивости на уровне проникновения личинок в семена. Обнаруженные QTL не являлись таковыми в строгом смысле, так как на их проявление оказывали значительное влияние доминантность и генное взаимодействие.

Каллусообразные неопластические разрастания на стенках бобов в ответ на яйцекладку гороховой зерновки определяются присутствием доминантного гена *Np* (*Neoplastic pod*) (Berdnikov et al., 1992). Этот ген был хорошо известен и ранее благодаря своему вредному побочному эффекту – спонтанно вызывать подобные, иногда очень интенсивные, разрастания на стенках бобов в условиях теплицы (т. е. при отсутствии ультрафиолетового излучения и при высокой влажности). В указанной работе было выяснено, что такие разрастания индуцируются в открытом грунте и являются адаптивными в качестве фактора устойчивости к зерновке. В дальнейшем физиология данного явления была исследована группой американских исследователей во главе с Робертом Доссом (Doss et al., 2000; Oliver et al., 2000, 2002; Cooper et al., 2005; Doss, 2005), которые даже выделили специальный класс органических веществ – брухины (Schultz et al., 2001), – содержащиеся в секрете самки жука и активирующие неоплазию (конечно, не следует думать, что в этом состоит их «биологическая роль», так как неоплазия для жука нежелательна). Следует, однако, заметить, что (по неопубликованным данным коллектива В.А. Бердникова) в открытом грунте неоплазия индуцируется самыми различными органическими веществами, поэтому специально называть один из их классов «брюхинами», по-видимому, было не вполне целесообразно.

У *P. fulvum* был обнаружен ген с доминантным эффектом, обеспечивающий устойчивость к мучнистой росе, вызываемой *Erysiphe pisi*, неаллельный двум генам с подобным эффектом, известным у посевного гороха (Fondevilla et al., 2010). В потомстве второго поколения от скрещивания другого образца *P. fulvum* и культурного гороха та же группа исследователей локализовала один локус с количественным эффектом (QTL), отвечающий за 63 % изменчивости по частичной устойчивости к

ржавчине (Barilli et al., 2010), что представляет собой ситуацию, удобную для интровергессии этого признака в культурный горох.

Образец P665, принадлежащий к *P. sativum* subsp. *elatius*, был облюбован группой исследователей, преимущественно испанских, как источник устойчивости к целому ряду паразитов, таких как заразиха, аскохитоз и стеблевая гниль. Анализ третьего поколения гибридов от его скрещивания с культурным горохом выявил два локуса с количественным эффектом (QTL), отвечающих за устойчивость к заразихе (Valderrama et al., 2004). Генетический анализ с использованием серии рекомбинантных инбредных линий обнаружил такое же количество QTL устойчивости к стеблевой гнили (Fondevilla et al., 2012). Первоначальный анализ той же популяции показал присутствие 7 QTL, ответственных за устойчивость к аскохитозу (Fondevilla et al., 2007a), а более тонкий анализ с привлечением дополнительных SNP довел число таких QTL до 16, причем влияющих на различные аспекты устойчивости, а также позволил предложить гены-кандидаты на роль некоторых из них (Fondevilla et al., 2008, 2011; Carillo et al., 2014).

Совместимость разных форм гороха и штаммов *Rhizobium ligumenosarum* стала объектом множества работ по совместному генетическому анализу обоих симбионтов; генетическая и молекулярная природа взаимодействия растительного и бактериального симбионтов детально исследована (Борисов и др., 2011). Отметим, что в эти работы вовлекались европейские сорта, полученные на их основе мутанты и «примитивные» (местные культурные формы, не подвергавшиеся сознательной селекции), в частности, из Ирана, Афганистана, Тибета и Индии (Kneen, LaRue, 1984), но не дикие формы гороха. Особым вниманием пользовался так называемый «культурар Афганистан» (образец Л1357), введенный в научный оборот Т.А. Ли (Lie, 1971, 1978, 1984) и неспособный к нодуляции при инокуляции европейскими штаммами ризобия.

Лишь одна работа, связанная с перспективами использования генетического разнообразия диких форм гороха в селекции, продвинулась дальше констатации наличия полезных свойств и изучения их наследования. Арьяманеш с соавт. (Aryamanesh et al., 2012) выбрали устойчивый к гороховой зерновке гибрид пятого поколения от скрещивания культурного гороха с *Pisum fulvum*, провели одно поколение беккросса на культурный горох, после чего в течение 5 поколений вели отбор на устойчивость, в результате получили 5 устойчивых линий. Таким образом, была осуществлена трансгрессия устойчивости от *P. fulvum* к *P. sativum*. Данные пять линий представляют перспективный материал для селекции. Отметим лишь тот факт, что они пока несут слишком большую долю генома от *P. fulvum* (теоретически ожидается одна четвертая часть).

Объективные и субъективные препятствия на пути использования диких форм гороха в селекции

Вышеприведенные работы рассмотрены здесь детально по той причине, что первые шаги к использованию диких форм гороха в селекции, по сути, ими и исчерпываются.

Таким образом, до недавнего времени ресурс природного генетического разнообразия гороха оставался, во-первых, невостребованным. Во-вторых, он до сих пор очень мало изучен. В мировых коллекциях имеется всего около 100 образцов дикого гороха, которые в ходе обмена семенным фондом многократно дублировались, приобретая все новые обозначения, так что один и тот же образец может присутствовать в одной и той же коллекции под разными номерами и даже возвращаться в исходную коллекцию, приобретая при этом новый номер. Более того, в ходе репродукции этот материал подвергался риску спонтанного скрещивания с другими генотипами, следы чего мы наблюдали в образцах семян, полученных из разных коллекций (например из Всероссийского института растениеводства и коллекции Вейсбулхольм, Ландскrona, Швеция). Образцы старых сборов были часто лишены достаточной информации об их происхождении, имели лишь общую привязку, такую как, например, «Палестина» или «Абиссиния».

Лишь в последнее время появился закономерный интерес к максимально широкому сбору природного материала как дикого гороха, так и диких сородичей иных культур (Maxted, Kell, 2009; Maxted et al., 2012). Весьма симптоматично название обзорной статьи 20 авторов, известных в данной области ученых со всего мира, опубликованной в 2011 г. в журнале «BioScience»: «Дикие сородичи культурных растений недооценены, недоиспользованы и под угрозой?» (Ford-Lloyd et al., 2011. P. 559) (Пер. автора). В связи с таким положением дел международная организация «Global Crop Diversity Trust» провела ряд экспертных совещаний по диким родственникам каждой из основных культур. Совещание по диким родственникам гороха состоялось 30 сентября–1 октября 2014 г. в Центре Джона Иннеса, в Великобритании, в котором также принял участие и автор данной работы. К сожалению, резюмирующей статьи по результатам данного совещания пока не появилось.

Следует сказать, что использование природного разнообразия дикого гороха в селекции затруднено репродуктивными барьерами, существующими не только между разными видами гороха, но и внутри вида посевной горох (*P. sativum*). Под репродуктивными барьерами мы в данном случае понимаем частичную или полную стерильность гибридов первого поколения в отношении семян и/или пыльцы, а в некоторых случаях и невозможность получения таких гибридов (Kosterin, Bogdanova, 2014). Имеются данные о том, что репродуктивные барьеры между посевным горохом и двумя другими видами рода, *Pisum fulvum*, *P. abyssinicum*, как минимум частично связаны с реципрокными транслокациями (Ben-Ze'ev, Zohary, 1973; Conicella, Errico, 1990; Errico et al., 1991), которые вызывают нарушения в мейозе, оказавшись в гетерозиготе у гибридов, т. е. влияют на фертильность гибридов первого поколения. Кариологический анализ мейоза гибридов первого поколения позволил предположить, что как минимум одна транслокация участвует и в создании репродуктивных барьеров, и внутри вида Посевной горох (Ben-Ze'ev, Zohary, 1973). Однако роль транслокаций в создании репродуктивной изоляции у гороха сильно преувеличена, поскольку полустириль-

ность пыльцы и даже нарушения спаривания бивалентов могут вызываться конфликтом ядра и пластид (Богданова, Галиева, 2009; Bogdanova et al., 2012, 2014), а не только быть фенотипическими проявлениями гетерозиготности по реципрокным транслокациям (Lamm, 1951), каковой они обычно и приписываются.

Еще одной, довольно неожиданной, проблемой в использовании дикорастущих форм гороха являются недостаточные знания об их разнообразии у тех, кто пытается его использовать, и прежде всего о таксономии рода Горох и проблемах в этой области. Как правило, таксономия воспринимается генетиками и селекционерами некритично, причем они склонны ее переоценивать в том отношении, что неявно предполагают таксоны достаточно гомогенными внутри и в то же время четко ограниченными друг от друга так, что любой классифицированный каким-либо образом образец неплохо представляет весь таксон (что весьма далеко от действительности). Как следствие, ученые часто не учитывают географическое происхождение диких образцов, с которыми работают. Такой подход был назван О.Э. Костериным и В.С. Богдановой «таксономической ловушкой» (Kosterin, Bogdanova, 2014).

Так, в работах испанской группы, детально исследовавшей генетику устойчивости к разным патогенам и вредителям образца P665 (это, кстати, внутреннее обозначение, принятое данной группой) (Valderrama et al., 2004; Fondevilla et al., 2007a, 2008, 2012; Carillo et al., 2014), никогда не приводится происхождение этого образца. Лишь в работе Fondevilla с соавт. (2005) содержалось указание, что он получен из коллекции ICARDA. Как выяснилось, образец был исходно определен в указанной коллекции как *P. fulvum*, правильно переопределен процитированными выше авторами как *Pisum sativum* subsp. *syriacum* (в принятой здесь системе Макстеда и Амброуза соответствует таксону *P. sativum* subsp. *elatius* var. *pumilio*), но его происхождение далее ими не выяснялось, поскольку авторы полагали, что он является «типичным представителем» данного подвида (Личн. сообщение Д. Рубиалиса). В действительности этот таксон весьма гетерогенен в любом из принимаемых его объемов. Не без труда, с привлечением неопубликованных каталогов, удалось выяснить, что имеется в виду образец IG52439, собранный 5 мая 1986 г. в Сирии, провинции Дамаск, в точке с широтой 33,62111°, долготой 36,03028° в.д. и высотой 1110 м над у. м. (согласно базе данных ICARDA), близ озера Зарзар в горах Шир Мансур; других коллекциях он имеет обозначения как 868313, 142-2810 и WG 17093.

Образец PI269818 удостоился чести быть вторым генотипом, для которого была создана библиотека ВАС-клонов. Однако ни в работе, посвященной созданию этой библиотеки (Coyné et al., 2007), ни в работах, на которые в ней приведены ссылки, его происхождение и таксономическая принадлежность не упомянуты. Лишь в работах Р. Проввиденти с соавт. (Provvidenti, Alconero, 1988; Provvidenti, Hampton, 1993) имеется указание, что он происходит «из СССР».

Удручающим примером путаницы, возникшей вследствие пренебрежения генетиками знаниями о своем материале, является тот факт, что «культивар Афгани-

стан» – примитивный горох из Афганистана, введенный в научный оборот Т.А. Ли (Lie, 1978, 1984), в дальнейшем упоминался одновременно и как «св. Afghanistan» (сорт «Афганистан», JI1357), и как «wild pea variety Afghanistan» (разновидность дикого гороха «Афганистан») (Geurts et al., 1997). Янг и Мэтьюс специально исследовали этот вопрос (Yang, Matthews, 1982). Они обнаружили, что линии из Афганистана, устойчивые к европейскому штамму ризобия (симбиотической азотфикссирующей бактерии), фенотипически очень сходны между собой: они имеют мелкие цветки с грязноокрашенным за счет флавоноидной пигментации венчиком, мелкие семена мраморной окраски, не имеют антоциановой окраски на вегетативных органах и проявляют устойчивость к аскохитозу (Янг и Мэтьюс назвали их облик «диким» в переносном смысле), в то время как афганские образцы, чувствительные к европейскому ризобию, проявляли гораздо большее разнообразие. Фенотип группы устойчивых образцов лучше всего соответствует выделенному Л.И. Говоровым подвиду *P. sativum* subsp. *asiaticum* Govorov (Говоров, 1928), однако в этот подвид были включены большинство весьма разнообразных примитивных форм культурного гороха из Азии и даже из Северной Африки (Говоров, 1937), так что в целом азиатский подвид вряд ли следует рассматривать как реально существующий таксон (Maxted, Ambrose, 2001). Янг и Мэтьюс усмотрели фенотипическое сходство устойчивых афганских образцов с образцом JI241 из Иерусалима, определенным как «*Pisum humile*» и также устойчивым к европейскому штамму. Тем не менее все устойчивые афганские образцы представляют собой местную традиционную культурную форму – они происходят с рынков по всей территории Афганистана, а их бобы не раскрываются (Yang, Matthews, 1982). Дикий горох в Афганистане никем никогда не регистрировался, а исходя из биogeографических закономерностей, он вряд ли там присутствует. Впрочем, целенаправленные поиски дикого гороха во флоре Паропамиза (северо-западный Афганистан) были бы весьма желательны.

Все вышеупомянутые обстоятельства подчеркивают актуальность всестороннего и детального, с учетом всей имеющейся информации, прежде всего географической и генетической, исследования диких представителей рода *Pisum* и получения адекватной картины как его современной структуры, так и истории его дивергенции и расселения. Наведение порядка в этой области выглядит даже не столько своевременным, сколько запоздалым, поскольку игнорирование географического происхождения и путаница в таксономической принадлежности материала давно стали дурными традициями. Не следует сбрасывать со счетов и происходящее в наши дни исчезновение естественных местообитаний дикого гороха в связи с трансформацией и деградацией растительных сообществ вследствие прямого (сельскохозяйственная деятельность, застройка) и непрямого (глобальное изменение климата) воздействия человека. Темпы этого исчезновения неизвестны и скорее всего высоки. В изучении и сохранении дикого гороха в нашем быстроменяющемся мире нельзя терять времени.

Acknowledgments

This work was supported by the budgeted project of the Institute of Cytology and Genetics, Novosibirsk; integration project of the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; and the Russian Foundation for Basic Research, project 13-04-00516a “Genetic analysis of the role of genes for nuclear-cytoplasmic incompatibility in the formation of reproductive isolation in the genus *Pisum* L. The author is grateful to the reviewer for valuable remarks.

Conflicts of interest

The author declares no conflicts of interest.

References

Abbo S., Lev-Yadun S., Gopher A. Agricultural origins: centres and non-centres; a Near Eastern reappraisal. *Crit. Rev. Plant. Sci.* 2010;29: 317-328.

Abbo S., Lev-Yadun S., Gopher A. Origin of Near Eastern plant domestication: homage to Claude Levi-Strauss and ‘La Pensée e Sauvage’. *Genet. Res. Crop. Evol.* 2011;58:175-179.

Abbo S., Lev-Yadun S., Gopher A. Plant domestication and crop evolution in the Near East: on events and process. *Crit. Rev. Plant. Sci.* 2012;31:241-257.

Abbo S., Lev-Yadun S., Heun M., Gopher A. On the ‘lost crops’ of the neolithic Near East. *J. Exp. Bot.* 2013;64:815-822.

Ali S.M., Sharma B., Ambrose M.J. Current status and future strategy in breeding pea to improve resistance to biotic and abiotic stresses. *Euphytica.* 1994;73:115-126.

Allaby R.G., Fuller D.Q., Brown T.A. The genetic expectation of the protracted model of the origin of domesticated crops. *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 2008;105:13982-13986.

Ambrose M.J., Ellis T.H.N. Ballistic seed dispersal and associated seed shadow in wild *Pisum* germplasm. *Pisum Genetics.* 2008;40:5-10.

Aryamanesh N., Byrne O., Hardie D.C., Khan T., Siddique K.H.M., Yan G. Large-scale density-based screening for pea weevil resistance in advanced backcross lines derived from cultivated field pea (*Pisum sativum*) and *Pisum fulvum*. *Crop Pasture Sci.* 2012;63: 612-618.

Aryamanesh N., Zeng Y., Byrne O., Hardie D.C., Al-Subhi A.M., Khan T., Siddique K.H.M., Yan G. Identification of genome regions controlling cotyledon, pod wall/seed coat and pod wall resistance to pea weevil through QTL mapping. *Theor. Appl. Genet.* 2014; 127:489-497.

Asouti E., Fuller D.Q. From foraging to farming in the southern Levant: the development of the Epipaleolithic and Pre-pottery Neolithic plant managing strategies. *Veg. History Archaeobot.* 2012;21:149-162.

Baranger A.G., Aubert G., Arnau G., Lainé A.L., Deniot G., Potier J., Weinachter C., Lejeune-Hénaut I., Lallemand J., Burstin J. Genetic diversity within *Pisum sativum* using protein - and PCR based markers. *Theor. Appl. Genet.* 2004;108:1309-1321.

Barilli E., Satovic Z., Rubiales D., Torres A.M. Mapping of quantitative trait loci controlling partial resistance against rust incited by *Uromyces pisii* (Pers.) Wint. in a *Pisum fulvum* L. intraspecific cross. *Euphytica.* 2010;175:151-159.

Barilli E., Sillero J.C., Moral A., Rubiales D. Characterization of resistance response of pea (*Pisum* spp.) against rust (*Uromyces pisii*). *Plant Breeding.* 2009;128:665-670.

Bastianelli D., Grosjean F., Peyronnet C., Duparque M., Regnier J.M. Feeding value of pea (*Pisum sativum* L.). Chemical composition of different categories of pea. *Anim. Sci.* 1998;67:609-619.

Ben-Ze'ev N., Zohary D. Species relationship in the genus *Pisum* L. *Israel J. Botany.* 1973;22:73-91.

Berdnikov V.A., Trusov Y.A., Bogdanova V.S., Kosterin O.E., Rozov S.M., Nedel'kina S.V., Nikulina Y.N. The neoplastic pod gene (*Np*) may be a factor of resistance to the pest *Bruchus pisorum* L. *Pisum Genetics*. 1992;24:37-39.

Bogdanova V.S., Galieva E.R. Meiotic abnormalities as expression of nuclear-cytoplasmic incompatibility in crosses of *Pisum sativum* subspecies. *Genetika (Moscow) – Genetics (Moscow)*. 2009;45(5): 711-716.

Bogdanova V.S., Galieva E.R., Yadrikhinskiy A.K., Kosterin O.E. Inheritance and genetic mapping of two nuclear genes involved in nuclear-cytoplasmic incompatibility in peas (*Pisum sativum* L.). *Theor. Appl. Genet.* 2012;124:1503-1512.

Bogdanova V.S., Kosterin O.E., Yadrikhinskiy A.K. Wild peas vary in their cross-compatibility with cultivated pea (*Pisum sativum* subsp. *sativum* L.) depending on alleles of a nuclear-cytoplasmic incompatibility locus. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127:1163-1172.

Borisov A.Yu., Shtark O.Yu., Zhukov V.A., Nemankin T.A., Naumkina T.S., Pinaev A.G., Akhmetova G.A., Voroshilova V.A., Ovchinnikova E.S., Rychagova T.S., Tsyganov V.E., Zhernakov A.I., Kuznetsova E.V., Grishina O.A., Sulima A.S., Fedorina Ya.V., Chebotar' V.K., Bisseling T., Lemanceau P., Gianinazzi-Pearson V., Ratet P., Sanjuan J., Stougaard J., Berg G., McPhee K., Ellis N., Tikhonovich I.A. Interaction of legumes with beneficial soil microorganisms: from genes to varieties. *Selskokhozyaystvennaya Biologiya – Agricultural Biology*. 2011;3:41-47.

Brown T.A., Jones M.K., Powell W., Allaby R.G. The complex origins of domesticated crops in the Fertile Crescent. *Trends in Ecology and Evolution*. 2009;24:103-109.

Byrne O.M., Hardie D.C., Khan T.N., Yan G. Genetic analysis of pod and seed resistance to pea weevil in a *Pisum sativum* × *P. fulvum* interspecific cross. *Austr. J. Agric. Res.* 2008;59:854-862.

Carrillo E., Rubiales D., Pérez-de-Luque A., Fondevilla S. Characterization of mechanisms of resistance against *Didymella pinodes* in *Pisum* spp. *Eur. J. Plant Pathol.* 2013;135:761-769.

Carrillo E., Satovic Z., Aubert G., Boucherot K., Rubiales D., Fondevilla S. Identification of quantitative trait loci and candidate genes for specific cellular resistance responses against *Didymella pinodes* in pea. *Plant Cell Rep.* 2014;33:1133-1145.

Clement S.L., Hardie D.C., Elberson L.R. Variation among accessions of *Pisum fulvum* for resistance to pea weevil. *Crop Sci.* 2002;42: 2167-2173.

Clement S.L., McPhee K.E., Elberson L.R., Evans M.A. Pea weevil, *Bruchus pisorum* L. (*Coleoptera: Bruchidae*), resistance in *Pisum sativum* × *Pisum fulvum* interspecific crosses. *Plant Breeding*. 2009; 128:478-485.

Conicella C., Errico A. Karyotype variations in *Pisum sativum* ect. *abyssinicum*. *Caryologia*. 1990;43:87-97.

Cooper L.D., Doss R.P., Price R., Peterson K., Oliver J.E. Application of Bruchin B to pea pods results in the up-regulation of CYP93C18, a putative isoflavone synthase gene, and an increase in the level of pisatin, an isoflavone phytoalexin. *J. Experim. Botany*. 2005;56: 1229-1237.

Coyne C.J., McGee R.J., Redden R.J., Ambrose M.J., Furman B.J., Miles C.A. Genetic adjustment to changing climates: pea. (Eds S.S. Yadav, R.J. Redden, J.L. Hatfield, H. Lotze-Campen, A.E. Hall). *Crop Adaptation to Climate Change*, Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 2011: 238-250.

Coyne C.J., McClendon M.T., Walling J.G., Timmerman-Vaughan G.M., Murray S., Meksem K., Lightfoot D.A., Shultz, J.L., Keller K.E., Martin R.R., Inglis D.A., Rajesh P.N., McPhee K.E., Weeden N.F., Grusak N.A., Li C.-M., Storlie E.W. Construction and characterization of two bacterial artificial chromosome libraries of pea (*Pisum sativum* L.) for the isolation of economically important genes. *Genome*. 2007;50:871-875.

Davis H. Materials for a flora of Turkey. XIX. Leguminosae: Vicieae. Notes Roy. Bot. Garden Edinburgh. 1969;29:311-320.

Davis H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. V. 3. Edinburgh, 1970.

Domoney C., Casey R., Turner L., Ellis N. *Pisum* lipoxygenase genes. *Theor. Appl. Genet.* 1991;81:800-805.

Doss R.P. Treatment of pea pods with Bruchin B results in up-regulation of a gene similar to MtN19. *Plant Physiol. Biochemistry*. 2005;43:225-231.

Doss R.P., Oliver J.E., Proebsting W.M., Potter S.W., Kuy S., Clement S.L., Williamson T., Carney J.R., DeVilbiss E.D. Bruchins: insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2000;97:6218-6223.

Ellis T.H.N., Poyer S.J., Knox M.R., Vershinin A.V., Ambrose M.J. Polymorphism of insertion sites of *Tyl-copia* class retrotransposons and its use for linkage and diversity analysis in pea. *Mol. General Genet.* 1998;260:9-19.

Errico A., Conicella C., Venora G. Karyotype studies on *Pisum fulvum* and *Pisum sativum* using a chromosome image analysis system. *Genome*. 1991;34:105-108.

Fondevilla S., Almeida N.F., Satovic Z., Rubiales D., Patto M.C.V., Cubero J.I., Torres A.M. Identification of common genomic regions controlling resistance to *Mycosphaerella pinodes*, earliness and architectural traits in different pea genetic backgrounds. *Euphytica*. 2011;182:43-52.

Fondevilla S., Ávila C.M., Cubero J.I., Rubiales D. Response to *Mycosphaerella pinodes* in a germplasm collection of *Pisum* spp. *Plant Breeding*. 2005;124:313-315.

Fondevilla S., Cubero J.I., Rubiales D. Inheritance of resistance to *Mycosphaerella pinodes* in two wild accessions of *Pisum*. (Eds B. Tivoli, A. Baranger, F.J. Muehlbauer, B.M. Cooke). *Ascochyta blights of grain legumes*. Springer, Netherlands, 2007a:53-58.

Fondevilla S., Cubero J.I., Rubiales D. Confirmation that the *Er3* gene, conferring resistance to *Erysiphe pisi* in pea, is a different gene from *er1* and *er2* genes. *Plant Breeding*. 2010;130:281-282.

Fondevilla S., Martín-Sanz A., Satovic Z., Fernández-Romero M.D., Rubiales D., Caminero C. Identification of quantitative trait loci involved in resistance to *Pseudomonas syringae* pv *syringae* in pea (*Pisum sativum* L.). *Euphytica*. 2012;186:805-812.

Fondevilla S., Satovic Z., Rubiales D., Moreno M.T., Torres A.M. Mapping of quantitative trait loci for resistance to *Mycosphaerella pinodes* in *Pisum sativum* subsp *syriacum*. *Mol. Breed.* 2008;21: 439-454.

Fondevilla S., Torres A.M., Moreno M.T., Rubiales D. Identification of a New Gene for Resistance to Powdery Mildew in *Pisum fulvum*, a Wild Relative of Pea. *Breeding Science*. 2007b;57: 181-184.

Ford-Lloyd B.V., Schmidt M., Armstrong S.J., Barazani O., Engels J., Hadas R., Hammer K., Kell S.P., Kang D., Khoshbakht K., Li Y., Long C., Lu B.-R., Ma K., Nguyen V.T., Qiu L., Ge S., Wei W., Zhang Z., Maxted N. Crop wild relatives – undervalued, underutilized and under threat? *BioScience*. 2011;61:559-565.

Fuller D.Q. Contrasting pattern of crop domestication and domestication rates: recent archaeological insights from the Old World. *Ann. Bot.* 2007;100:903-924.

Fuller D.Q., Willcox G., Allaby R.G. Cultivation and domestication had multiple origins: arguments against the core area hypothesis for the origins of agriculture in the Near East. *World Archaeol.* 2011;43:628-658.

Fuller D.Q., Willcox G., Allaby R.G. Early agricultural pathways: moving outside the ‘core area’ hypothesis in Southwest Asia. *J. Exp. Bot.* 2012;63:617-633.

Geurts R., Heidstra R., Hadri A.E., Downie J.A., Franssen H., van Kammen A.B., Bisseling T. *Sym2* of pea is involved in a nodulation factor-perception mechanism that controls the infection process in the epidermis. *Plant Physiol.* 1997;115:351-359.

Glémén S., Battailon T. A comparative view of the evolution of grasses under domestication. *New Phytol.* 2012;183:273-290.

Goncharov N.P. Nikolay Ivanovich Vavilov [Nikolay Ivanovich Vavilov]. Novosibirsk: Izdatelstvo SO RAN, 2014.

Goncharov N.P., Glushkov S.A., Shumny V.K. Domestication of cereal crops in the Old World: in search of a new approach to solving old

problem. Zhurnal Obshchei Biologii – Journal of General Biology. 2007;68(2):126-148.

Gopher A., Abbo S., Lev-Yadun S. The ‘when’, the ‘where’ and the ‘why’ of the Neolithic revolution in the Levant. *Documenta Praehistorica*. 2001;27:49-62.

Govorov L.I. Pea of Afghanistan (on the problem of the origin of the cultivated pea). Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii – Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding. 1928; 19:497-522.

Govorov L.I. Gorokh. Kulturnaya Flora SSSR [Cultivated Flora of the USSR]. V. 4. Zernovye bobovye [Grain legumes]. Moscow; Leningrad: Gosudarstvennoe Izdatelstvo Sovkhoznoi i Kolkhoznoi Literatury, 1937.

Hammer K. The domestication syndrome. *Kulturphlanze*. 1984;32: 11-34.

Hance S.T., Grey W., Weeden N.F. Identification of tolerance to *Fusarium solani* in *Pisum sativum* ssp. *elatius*. *Pisum Genetics*. 2004;36:9-13.

Harlan J.R. Agricultural origin: centres and noncentres. *Science*. 1971;174:468-474.

Hatfield J.L. Changing climate in North America: implications for crops. (Eds S.S. Yadav, R.J. Redden, J.L. Hatfield, H. Lotze-Campen, A.E. Hall). *Crop Adaptation to Climate Change*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 2011:57-65.

Heng L., Vincken J.P., van Koningsveld G., Legger A., Gruppen H., van Boekel T., Roozen J., Voragen F. Bitterness of saponins and their content in dry peas. *J. Sci. Food and Agriculture*. 2006;86: 1225-1231.

Hoey B.K., Crowe K.R., Jones V.M., Polans N.O. A phylogenetic analysis of *Pisum* based on morphological characters, and allozyme and RAPD markers. *Theor. Appl. Genet.* 1996;92:92-100.

Holloway G.J., Bretag T.W., Price T.V. The epidemiology and management of bacterial blight (*Pseudomonas syringae* pv. *pisi*) of field pea (*Pisum sativum*) in Australia: a review. *Aust. J. Agric. Res.* 2007;58:1086-1099.

Jing R., Johnson R., Seres A., Kiss G., Ambrose M.J., Knox M.R., Ellis T.H.N., Flavell A.J. Gene-based sequence diversity analysis of field pea (*Pisum*). *Genetics*. 2007;177:2263-2275.

Jing R., Vershinin A., Grzebota J., Shaw P., Smykal P., Marshall D., Ambrose M.J., Ellis T.H.N., Flavell A.J. The genetic diversity and evolution of field pea (*Pisum*) studied by high throughput retrotransposon based insertion polymorphism (RBIP) marker analysis. *BMC Evolutionary Biol.* 2010;10. Art. 44.

Kneen B.E., LaRue T.A. Peas (*Pisum sativum* L.) with strain specificity to *Rhizobium leguminosarum*. *Heredity*. 1984;52:383-389.

Kosterin O.E., Bogdanova V.S. Relationship of wild and cultivated forms of *Pisum* L. as inferred from an analysis of three markers, of the plastid, mitochondrial and nuclear genomes. *Genet. Res. Crop Evol.* 2008;55:735-755.

Kosterin O.E., Bogdanova V.S. Reciprocal compatibility within the genus *Pisum* L. as studied in F1 hybrids: 1. Crosses involving *P. sativum* L. subsp. *sativum*. *Genet. Res. Crop Evol.* 2014. DOI: 10.1007/s10722-014-0189z (E-pub ahead of print)

Kosterin O.E., Zaytseva O.O., Bogdanova V.S., Ambrose M. New data on three molecular markers from different cellular genomes in Mediterranean accessions reveal new insights into phylogeography of *Pisum sativum* L. subsp. *elatius* (Beib.) Schmahl. *Genet. Res. Crop Evol.* 2010;57:733-739.

Ladizinsky G. Seed dispersal in relation to domestication of Middle East legumes. *Economical Botany*. 1979;33:284-289.

Lamm R. Cytogenetical studies on translocations in *Pisum*. *Hereditas*. 1951;37:356-372.

Lev-Yadun S., Gopher A., Abbo S. The cradle of agriculture. *Science*. 2000;288:1602-1603.

Lie T.A. Symbiotic nitrogen fixation under stress conditions. *Plant and Soil*. Special vol. 1971:117-127.

Lie T.A. Symbiotic specialization in pea plants: the requirement of specific *Rhizobium* strains for peas from Afghanistan. *Ann. Appl. Biol.* 1978;88:462-465.

Lie T.A. Gene centres, a source for genetic variants in symbiotic nitrogen fixation: Host induced ineffectivity in *Pisum sativum* ecotype *fulvum*. *Plant and Soil*. 1981;61:125-134.

Lie T.A. Host genes in *Pisum sativum* conferring resistance to European *Rhizobium leguminosarum* strains. *Plant and Soil*. 1984;82:415-425.

Lie T.A., Göktan D., Engin M., Pijnenborg J., Anlarsal E. Co-evolution of the legume-*Rhizobium* association. *Plant and Soil*. 1987;100: 171-181.

Lobell D.B., Field C.B. Global scale climate–crop yield relationships and the impacts of recent warming. *Environmental Res. Letters*. 2007;2. Art. 014002.

Lu J., Knox M.R., Ambrose M.J., Brown J.K.M., Ellis T.H.N. Comparative analysis of genetic diversity in pea assessed by RFLP- and PCR-based methods. *Theor. Appl. Genet.* 1996;93:1103-1111.

Makasheva R.Kh. Kulturnaya flora SSSR. V. IV. Zernovye i bobovye kultury. Chast I. Gorokh [Cultivated Flora of the USSR. V. 4. Grain and legume crops. Part 1. Pea]. Leningrad: Kolos, 1979.

Marx G.A. New linkage relations for chromosome III of *Pisum*. *Pisum Newslett.* 1971;3:18-19.

Maxted N., Ambrose M. Peas (*Pisum* L.). (Eds N. Maxted, S.J. Bennett). *Plant Genetic Res. of Legumes in the Mediterranean. Current Plant Science and Biotechnology in Agriculture* 39, Kluwer Acad. Publ., Dordrecht. 2001:181-190.

Maxted N., Kell S.P. Establishment of a global network for the *in situ* conservation of crop wild relatives: status and needs. FAO Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture. Rome, 2009.

Maxted N., Kell S., Ford-Lloyd B., Dulloo E., Toledo Á. Toward the systematic conservation of global crop wild relative diversity. *Crop Sci.* 2012;52:774-785.

McPhee K.E., Tullu A., Kraft J.M., Muehlbauer F.J. Resistance to *Fusarium* wilt race 2 in the *Pisum* core collection. *J. Amer. Soc. Horticultural Sci.* 1999;124:28-31.

Murfet I.C., Reid J.B. Developmental mutants. (Eds R. Casey, D.R. Davies). *Peas: genetics, molecular biology and biotechnology*. CAB International, Wallingford, UK, 1993:165-216.

North H., Casey R., Domoney C. Inheritance and mapping of seed ly- poxigenase peptides in *Pisum*. *Theor. Appl. Genet.* 1989;77:805-808.

Oliver J.E., Doss R.P., Williamson R.T., Carney J.R., DeVilbiss E.D. Bruchins – mitogenic 3-(hydroxypropanoyl) esters of long chain diols from weevils of the Bruchidae. *Tetrahedron*. 2000;56:7633-7641.

Oliver J.E., Doss R.P., Marquez B., DeVilbiss E.D. Bruchins, plant mi- togens from weevils: structural requirements for activity. *J. Chemical Ecol.* 2002;28:2503-2513.

Porter L.D., Hoheisel G., Coffman V.A. Resistance of peas to *Sclerotinia sclerotiorum* in the *Pisum* core collection. *Plant pathology*. 2009;58:52-60.

Provvidenti R., Alconero R. Inheritance of resistance to a lentil strain of pea seed-borne mosaic virus in *Pisum sativum*. *J. Heredity*. 1988;79:45-47.

Provvidenti R., Hampton R.O. Inheritance of resistance to white lupin mosaic virus in common pea. *HortScience*. 1993;28:836-837.

Ramirez-Villegas J., Jarvis A., Läderach P. Empirical approaches for assessing impacts of climate change on agriculture: the EcoCrop model and a case study with grain sorghum. *Agricult. Forest Meteorol.* 2013;170:67-78.

Redden R.J., Yadav S.S., Hatfield J.L., Prasanna B.M., Vasal S.K., Lafarge T. The potential of climate change adjustment in crops: a synthesis. *Changing climate in North America: implications for crops*. (Eds S.S. Yadav, R.J. Redden, J.L. Hatfield, H. Lotze-Campen, A.E. Hall). *Crop Adaptation to Climate Change*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, 2011:492-414.

Schultz J.C., Schonrogge K., Lichtenstein C.P. Plant response to bruchins. *Trends Plant Sci.* 2001;6:406.

Shlykov G.R. *Introduktsiya rasteniy* [Introduction of Plants]. Moscow-Leningrad: Selkhozgiz, 1936.

Shlykov G.R. *Introduktsiya rasteniy i genetika*. Spornye voprosy gene- tiki i selektsii. [Introduction of plants and genetics. Matter of dispute in genetics and breeding]. Moscow: VASKhNIL, 1937:218-230.

Smýkal P., Aubert G., Burstin J., Coyne C.J., Ellis N.T., Flavell A.J., Ford R., Hýbl M., Macas L., Neumann P., McPhee K.E., Redden R.J., Rubiales D., Weller J.L., Warkentin T.D. Pea (*Pisum sativum* L.) in the genomic era. *Agronomy*. 2012;2:74-115.

Smýkal P., Kenicer G., Flavell A.J., Corander J., Kosterin O., Redden R.J., Ford R., Coyne C.J., Maxted N., Ambrose M.J., Ellis N.T.H. Phylogeny, phylogeography and genetic diversity of the *Pisum* genus. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*. 2010; 2010:1-15.

Takhtajan A. Floristicheskie oblasti Zemli [The Floristic Regions of the World]. Leningrad: Nauka, 1978.

Tanno K., Wilcox G. How fast was wild wheat domesticated? *Science*. 2006;311:1886.

Townsend C. Contribution to the flora of Iraq. V. Notes on Leguminosales. *Kew Bull. Roy. Bot. Gard.* 1968;2:435-458.

Valderrama M.R., Roman B., Satovic Z., Rubiales D., Cubero J.I., Torres A.M. Locating quantitative trait loci associated with *Orobanche crenata* resistance in pea. *Weed Res.* 2004;44:323-328.

Vavilov N.I. Centres of origin of cultivated plants. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii* – Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding. 1926;16(2):248.

Vavilov N.I. World centres of cultivar treasures (genes) of cultivated plants. *Izvestiya GIOA – GIOA Reports (Reports of the State Institute of Experimental Agronomy)*. 1927;5(5):339-351.

Vavilov N.I. Problema proiskhozhdeniya kulturnykh rasteniy v sovremennom ponimaniy [Current state of the problem of the origin of cultivated plants]. *Dostizheniya i perspektivy v oblasti prikladnoy botaniki, genetiki i selektsii* [Advances and Perspectives in the Field of Applied Botany, Genetics, and Breeding]. Leningrad: Izdatelstvo VIPBiNK i GIOA, 1929.

Vershinin A.V., Allnutt T.R., Knox M.R., Ambrose M.J. Transposable elements reveal the impact of introgression, rather than transposition, in *Pisum* diversity, evolution, and domestication. *Mol. Biol. Evol.* 2003;20:2067-2075.

Vilkova N.A., Kolesnichenko L.I., Shapiro I.D. Metodicheskie rekomendatsii po vyyavleniyu ustoychivosti sortov gorokha k gorokhovoy zernovke [Methodic Recommendation on Revealing of Resistance of Pea Cultivars to Pea Weevil]. Leningrad: Vsesoyuznyy Institut Rastenievodstva VASKhNiL, 1977.

Vito M.D., Perrino P. Reaction of *Pisum* spp. to the attacks of *Heterodera goettingiana*. *Nematologia Mediterranea*. 1978;6:113-118.

Waines J.G. The biosystematics and domestication of peas (*Pisum* L.). *Bul. of the Torrey Botanical Club*. 1975;102:385-395.

Weeden N.F. Genetic changes accompanying the domestication of *Pisum sativum*: is there a common genetic basis to the 'domestication syndrome' for legumes? *Ann. Botany*. 2007;100:1017-1025.

Weeden N.F., Brauner S.O.R.E.N., Przyborowski J.A. Genetic analysis of pod dehiscence in pea (*Pisum sativum* L.). *Cell. Mol. Biol. Lett.* 2002;7(2B):657-664.

Weiss E., Kislev M.E., Hartmann A. Autonomous cultivation before domestication. *Science*. 2006;312:1608-1610.

Wroth J.M. Possible role of wild genotypes of *Pisum* spp. to enhance ascochyta blight resistance in pea. *Austr. J. Expr. Agriculture*. 1998; 38:469-479.

Yang J.P.W., Johnson W.B., Brewin N.J. A search for peas (*Pisum sativum* L.) showing strain specificity for symbiotic *Rhizobium leguminosarum*. *Heredity*. 1982;48:197-201.

Yang J.P.W., Matthews P. A distinct class of peas (*Pisum sativum* L.) showing strain specificity for symbiotic *Rhizobium leguminosarum*. *Heredity*. 1982;48:203-210.

Zaytseva O.O., Bogdanova V.S., Kosterin O.E. Phylogenetic reconstruction at the species and intraspecies levels in the genus *Pisum* (L.) (peas) using a histone H1 gene. *Gene*. 2012;504:192-202.

Zaytseva O.O., Gunbin K.V., Mglint A.V., Kosterin O.E. Divergence and population traits in evolution of the genus *Pisum* L. as reconstructed using genes of two histone H1 subtypes showing different phylogenetic resolution. *Gene*. 2015;556:235-244.

Zhukovsky P. M. Kulturnye rasteniya i ikh sorodichi – Cultivated Plants and Their Congeners. Leningrad: Kolos, 1971.

Zohary M. Geobotanical foundations of the Middle East. I-II. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 1973.